© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Stapfia	80	451-456	5.7.2002

"Verirrte" Gallen von *Didyomyia reaumuriana* an *Tilia*-Vorblättern

M. HESSE

A b s t r a c t : HESSE M. (2002): "Strayed" galls induced by *Didyomyia reaumuriana* on the androphores of *Tilia*. — Stapfia **80**: 451-456.

The complex galls induced by the gall-midge *Didyomyia reaumuriana* F. LW. have been reported frequently on leaves of the lime (*Tilia* sp.). The gall-midge induces rarely quite similar but so far undescribed galls on the androphore. Such atypically located cecidia are called "Verirrte Gallen" (strayed galls). This case is discussed with respect to the few other reported examples of strayed galls.

Z u s a m m e n f a s s u n g : HESSE M. (2002): "Verirrte" Gallen von *Didyomyia reaumuriana* an *Tilia*-Vorblättern. — Stapfia **80**: 451-456.

Die Gallmücke *Didyomyia reaumuriana* F. LW. ruft an europäischen *Tilia*-Arten normalerweise Blattgallen hervor. Sie erzeugt fallweise auch an den Vorblättern gleichartige, noch unbeschriebene Gallen. Solche auf atypischer Unterlage und nur selten entwickelte Cecidien werden verirrte Gallen genannt. An Hand von weiteren Beispielen echter oder angeblich verirrter Gallen wird gezeigt, daß die landläufige Vorstellung von einer Regel der Gallenstetigkeit (Cecidien sind wirts-, organ- und lagespezifisch) wegen des gelegentlichen Auftretens eines substrat- oder gar generationenabhängigen Gallenpolymorphismus zu relativieren ist.

K e y w o r d s : Gall-midge, *Didyomyia*, plant galls, cecidology.

Fundumstände

Im Zuge einer Lehrveranstaltung über Biologie und Ökologie von Pflanzengallen hatten die Studierenden die Aufgabe sich einen Überblick über Pflanzengallen (Cecidien) im Botanischen Garten der Universität Wien zu verschaffen. Neben einer Anzahl gut bekannter Gallenformen sammelten sie am 26. Juni 2001 an verschiedenen Linden viele Exemplare von Blattgallen, deren Urheber zweifelsfrei die Gallmücke *Didyomyia reaumuriana* F. LW. war (BUHR 1964).

Bei den gallentragenden Linden handelt es sich um Exemplare von *Tilia cordata* MILL. (Winterlinde), *Tilia platyphyllos* SCOP. (Sommerlinde) und der sogenannten Hollandlinde (*Tilia* x *vulgaris*, Hybride von *Tilia cordata* und *Tilia platyphyllos* mit intermediären Merkmalen). Darüberhinaus fanden sich bei einer *Tilia* x *vulgaris* an den flügelig vergrößerten, mit den Fruchtständen verwachsenen Vorblättern Gallbildungen (Abb. 1, 2), die habituell Produkte von *Didyomyia reaumuriana* waren, zumal die so typische Innengalle in gleicher Manier wie bei den Blattgallen ausgebildet war (Abb. 3). Die Cecidien wurden nur an zwei unmittelbar benachbarten Vorblättern beobachtet, während kein anderes auffindbares Vorblatt dieser *Tilia* x *vulgaris* oder der benachbarten Linden vergallt war.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 1-3: Gallen von *Didyomyia reaumuriana* an *Tilia*.
1 – Vorblattgallen an *Tilia* x *vulgaris* (Ober- und Unterseiten); **2** – Vorblattgallen an *Tilia* x *vulgaris* (Detailansicht, die Innengallen sind bereits herausgefallen); **3** – Blattgallen an *Tilia cordata* (Oberseite, die Mehrzahl der Innengallen sind herausgefallen, nur zwei Cecidien enthalten sie noch).

BUHR (1964, p. 1265, Gallennummer 7101) beschreibt die in Europa nicht seltene Vergallung wie folgt: "Gallen frei in der Fläche [des Blattes] gelegen, oft zahlreich je Blatt; derbwandig, rundlich, bis 8 mm breit und etwa 4 mm hoch; auf der einen Seite gewölbt-kegelförmig, auf der anderen Seite mehr wulstig-scheibenförmig ... . Aus dem kegelförmigen Teil löst sich bei der Reife zentral eine oft bald abweichend gefärbte ... Innengalle heraus." Gute Abbildungen und Angaben über den merkwürdigen Bildungsprozess der auf dem Boden mit der Larve überwinternden Innengalle finden sich in BUHR (1964), ROHFRITSCH (1967, 1987) und MEYER (1987).

Alle aufgesammelten Gallbildungen auf *Tilia platyphyllos*, *Tilia cordata* und *Tilia* x *vulgaris* differierten nur geringfügig und waren einwandfrei als *Didyomyia reaumuriana*-Gallen zu diagnostizieren. (Eine gewisse Bandbreite der Phänomene ist bei einem Naturprodukt verständlich, hier ist sie nur klein und zeigt, daß der Gallenwirt **im Allgemeinen** einen nur geringen spezifischen Einfluss auf das jeweilige Erscheinungsbild des Cecidiums hat). Zahlreiche Gallenerzeuger, die meist

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

zu den enger spezialisierten Arten gehören, können ihre Gallen bekanntlich nur an bestimmten Pflanzenorganen oder gar nur an gewissen Teilen derselben hervorbringen (Gallenstetigkeit, BUHR 1964). Diese Gallenstetigkeit bietet überdies die erstaunliche Möglichkeit zum Rückschluss vom leicht identifizierbaren Gallenprodukt auf den meist nur Spezialisten zugänglichen Gallenerzeuger (Imagines der Gallmücken unterscheiden sich bloß an der Brustgräte). Es sei betont, dass die fließenden Übergänge zwischen dem Normallfall der Gallenstetigkeit auf einem bestimmten Wirtsorgan und verschiedenen "Ausnahmefällen" von dieser Regel im Detail und vor allem in der Ursachenfrage noch viel zu wenig bekannt sind.

Tabelle 1: Verirrte Gallen: Gallenerreger, Gallenwirt, übliches und ausnahmsweises Substrat der Cecidogenese, Publikationsreferenz.

Gallbildner/Wirt	Üblicherweise	Ausnahmsweise	Quelle
Gallmilbe *Eriophyes macrorhynchus* auf *Tilia*	Beutelgallen blattunterseits	Blattoberseits	KÜSTER 1930
Gallmilbe *Eriophyes macrochelus* auf *Tilia*	Beutelgallen blattunterseits	Blattoberseits	KÜSTER 1930
Gallmilbe *Eriophyes tiliae* auf *Tilia*	Beutelgallen blattoberseits	Blattunterseits	KÜSTER 1930
Gallmilbe *Eriophyes similis* auf *Prunus*	Beutelgallen blattunterseits	Blattoberseits, an Blattstielen und Früchten	KÜSTER 1930, SCHLECHTENDAL
Gallwespe *Biorhiza pallida* ♀♀ auf *Quercus*	Wurzelgalle	Blattstiele oder Knospen	KÜSTER 1911, 1930
Gallwespe *Andricus singulus* ♀♂ auf *Quercus*	Kugelige Galle an der Sproßachse ("Knospengalle")	Männliche Kätzchen	HESSE 1972
Gallwespe *Andricus quercusbaccarum* ♀♂ auf *Quercus*	Weinbeergalle blattunterseits	junge Achsen	BUHR 1964
Gallwespe *Neuroterus quercusbaccarum* ♀♀ (= "*Neuroterus lenticularis*") auf	Linsengallen blattunterseits	? (Verwechslungen mit anderen Linsengallen?)	HEDICKE 1915
Gallwespe *Pediaspis aceris* ♀♂ auf *Acer*	Kugelige Gallen blattunterseits	Blüten oder junge Früchte, junge Triebe, Blattstiele	BUHR 1964
Gallmücke *Dasyneura urticae* auf *Urtica*	Beutelgallen blattoberseits und an Blattstielen	Achsen der Blütenstände, Blüten	KÜSTER 1911 MEYER 1987
Gallmücke *Rondaniola bursaria* auf *Glechoma*	Beutelgalle blattoberseits	Blattstiel	KÜSTER 1911
Gallmücke *Didyomyia reaumuriana* auf *Tilia*	Kugelige Galle in der Blattspreite	Vorblatt	Vorliegende Veröffentlichung

Verirrte Gallen

Das Auftreten von Gallen von *Didyomyia reaumuriana* auf Vorblättern war bislang noch unbeschrieben, in keiner mir zugänglichen Bestimmungsliteratur fand sich ein entsprechender Hinweis, auch nicht in den Spezialuntersuchungen zur Biologie der Innengalle von Odette Rohfritsch. Es handelt sich hier um verirrte Gallen (KÜSTER 1930), was nichts anderes bedeutet als eben die Ausnahme von der Regel, dass - speziell bei den wirtssteten Gallwespen, Blattwespen, Gallmücken und Gallmilben, weniger bei den polyphagen cecidogenen Gruppen - Gallbildungen nicht nur wirts-, sondern auch organ- bzw. lagespezifisch sind! Am bekanntesten unter vergleichbaren Fällen des Abweichens vom Regelfall (Tabelle 1) ist das seltene, aber doch regelmäßige Auftreten von sogenannten Weinbeergallen der Gallwespe *Neuroterus quercusbaccarum* ♀♂ an männlichen Blüten von heimischen *Quercus*-Arten. In allen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

derartigen Fällen verirrter Gallen muss die überwiegende Mehrzahl der Gallenindividuen am typischen Infektionsort entwickelt sein und so die "Regel" zum Ausdruck bringen. Von verirrten Individuen kann nur dann die Rede sein, wenn nur eine sehr kleine Minorität der meistens typisch, also nicht durch Subtratseinfluss abgewandelten Cecidien das Verhalten als "Ausnahmen" erkennen lässt. Genau das ist aber im vorliegenden Fall der Gallen von *Didyomyia reaumuriana* am Linden-Vorblatt gegeben.

Wie sieht es aber diesbezüglich bei anderen, als "verirrt" gemeldeten Gallbildungen aus? Tabelle 1 enthält die wenigen bekannten Fälle, für die eine jeweils weitgehend gleichartige Erscheinungsform, unabhängig vom Substrat charakteristisch ist. Einwandfreie Parallelen zu *Didyomyia reaumuriana* sind die vier hier angegebenen Gallmilben, die Gallwespe *Andricus singulus* ♀♂ und die Gallmücke *Rondaniola bursaria*. Nur der Vollständigkeit halber ist auch die "Große Linsengalle" von *Neuroterus quercusbaccarum* ♀♀ (= "*N. lenticularis*") auf *Quercus* angegeben, deren nähere Umstände ungeklärt sind. Die übrigen sind Grenzfälle in verschiedene Richtungen und werden im Folgenden näher beleuchtet, da sie letztlich Wege zum obligaten Substrat- bzw. Formwechsel der Cecidien ein und derselben Art weisen. So wird der Begriff der Gallenstetigkeit sinnvoll erweitert.

Substratspezifität

Die Tabelle enthält neben dem oben erwähnten Fall der Weinbeergalle von *Neuroterus quercusbaccarum* ♀♀ auf jungen Eichen-Achsen auch den Fall von *Biorhiza pallida* ♀♀ am Grund junger Sproßachsen statt auf Wurzeln und weiters *Pediaspis aceris* ♀♂ mit Cecidien an Blüten, Früchten oder Blattstielen neben den üblichen Blattgallen. Für diese drei Beispiele trifft der Ausdruck "verirrte Gallen", der die Qualität des Seltenen, Außergewöhnlichen einschließt, nur bedingt zu. Entsprechende Cecidien auf anderen Substraten der Eiche oder des Ahorns sind zu häufig, um eine (zufällige?) Rarität zu sein. Dasselbe könnte jedoch auch bei anderen Beispielen für verirrte Gallen gegeben sein, nur fehlen eben entsprechende durchgehende, flächendeckende Beobachtungen. Die gleichartige Erscheinungsform unabhängig vom Substrat bleibt jedoch in allen drei Fällen (*Neuroterus quercusbaccarum* ♀♂, *Biorhiza pallida* ♀♀ bzw. *Pediaspis aceris* ♀♂) gegeben.

Gallenpolymorphismus

In der Tabelle findet sich aber auch der Fall von *Dasyneura urticae*, der KÜSTERs Begriff einer "verirrten Galle" durchaus sprengt. KÜSTER selbst hatte bereits 1911 das Auftreten von *D. urticae* auf verschiedenen Brennessel-Substraten beschrieben, aber erst Jean MEYER (zusammenfassend 1987, dort weitere Literatur) erkannte den eigentümlichen Gallenpolymorphismus. Bemerkenswerterweise werden nämlich **regelmäßig substratabhängige Ausformen** der "typischen" Gallenform produziert. MEYER fand dabei eine auffallende Adaptation des gallbildenden Prozesses an das Substrat - ein Einzelfall in der bisherigen Literatur, aber vergleichbare Fälle sind wohl übersehen. Im Gegensatz zu der Mehrzahl der cecidogenenen Organismen verursacht die während der Vegetationsperiode in mehreren Generationen auftretende Gallmücke *D. urticae* an allen vegetativen und generativen Teilen der Brennessel einen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

auffallenden und ausgeprägten Gallenpolymorphismus. Zwar besitzen alle Gallen von *D. urticae*, welche Form sie schlussendlich zeigen, eine gleichartige, aber spezifische Histocytologie. Nichtsdestoweniger sind die ersten Bildungsschritte von verschiedenen Vorgängen begleitet, die je nach Substrat differieren und die jeweiligen Ergebnisse besitzen daher substratspezifische Strukturen.

Heterogenesis/Heterogonie

Die substratspezifischen Gallbildungen von *Dasyneura urticae* leiten zu einem weiteren, wesentlich bekannteren Phänomen in der Cecidologie über, das die Relativität einer aufgestellten Regel - Cecidien sind wirts-, organ- und lagespezifisch - besonders deutlich macht: Falls nämlich **verschiedene Generationen** eines Gallbildners regelmäßig auf verschiedenen Teilen des Wirts auftreten, liegen natürlich nicht verirrte Gallen vor, sondern ein regelmäßiger Substratwechsel, der zu habituell unterschiedlichen, aber substratspezifischen Cecidien führt. Gute Beispiele sind selten, aber doch recht instruktiv. So etwa die unterschiedlichen Cecidien der auf *Salix* cecidogenen Gallmücke *Rhabdophaga heterobia* mit Gallen der Frühjahrsgeneration an Kätzchen und die der Sommergeneration an Triebspitzen (BUHR 1964), und weiters die bekannte Heterogenesis vieler Gallwespen auf *Quercus* (Heterogoner Generationswechsel: regelmäßige Abfolge der Sexualis- und der Agamen Generation) mit ihren in der Regel gänzlich verschiedenartigen Cecidien. Der Begriff einer Gallenstetigkeit ist nach wie vor gegeben, er ist nur weiter und gleichzeitig präziser zu fassen.

Ausblick

Es wäre an der Zeit die Gallbildungsprozesse molekularbiologisch zu durchleuchten. Erste Ansätze sind zwar gegeben (SCHÖNROGGE et al. 1998), es fehlt aber offenkundig am Problembewußtsein, die Cecidologie (die Wissenschaft von den Pflanzengallen) ist heute alles andere als "in", und wäre doch ein so weites Feld. Der Weg zum Verständnis ist (noch ?) weit, wie und warum die Gallenstetigkeit gegeben oder durchbrochen ist. Der Zufallsfund einer verirrten Galle illustriert über den bloßen Anlassfall hinaus die bedauerliche Tatsache unserer Ignoranz, was die eigentliche Ursache der doch so weitgehend konstanten, teilweise sogar art- und lagespezifischen Cecidogenese ist.

Literatur

BUHR H. (1964): Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytocecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas, Bd. **1** & **2**. — VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

HEDICKE H. (1915): Beiträge zur Kenntnis der Cynipiden. IX. Über angeblich "verirrte" Gallen von *Neuroterus lenticularis* OL. — Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforsch. Freunde, Berlin **1915**: 394-396.

HESSE M. (1972): *Andricus singulus* ♀♂ MAYR als Urheber von Kätzchengallen auf *Quercus cerris*. — Mitt. Bot. Linz **4**: 13-18.

KÜSTER E. (1911): Die Gallen der Pflanzen. — S. Hirzel, Leipzig.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

KÜSTER E. (1930): Über verirrte Gallen. — Biol. Zbl. **50**: 685-703.

MEYER J. (1987): Plant Galls and Gall Inducers. — Gebr. Bornträger, Berlin Stuttgart.

ROHFRITSCH O. (1967): Ejection de la coque cécidienne d'*Oligotrophus reaumurianus* de la feuille de Tilleul. — Marcellia **34**: 134-171.

ROHFRITSCH O. (1987): Gall development and feeding strategy of *Didyomyia reaumuriana* F. LW. (Cecidomyidae) on *Tilia* (*T. cordata* MILL. x *T. platyphyllos* SCOP.). — Phytophaga **1**: 1-20.

SCHLECHTENDAL D.H.R. von (1916): Eriophyidocecidien, die durch Gallmilben verursachten Pflanzengallen. — Zoologica, H. **61**: 295-498.

SCHÖNROGGE K., HARPER L.J., BROOKS S.E., SHORTHOUSE J.D. & C.P. LICHTENSTEIN (1998): Reprogramming plant development: Two approaches to study the molecular mechanism of gall formation. - In: CSÓKA G., MATTSON W.J., STONE G.N. & P.W. PRICE (Hrsg.): The Biology of Gall-Inducing Arthropods. — Gen. Tech. Rep. NC-199. U. S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Research Station. St. Paul, MN, U.S.A.: 153-160.

Anschrift des Verfassers: Univ.-Prof. Dr. Michael HESSE
Universität Wien
Institut für Botanik und Botanischer Garten
Rennweg 14, A-1030 Wien, Österreich
e-mail: michael.hesse@univie.ac.at